云 南 植 物 研 究 2000，22（1）：47～52
Acta Botanica Yunnanica

国产蔷薇科苹果亚科的花粉形态*

周丽华，韦仲新，吴征镒
（中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明 650204）

摘要：对国产蔷薇科（Rosaceae）苹果亚科（Maloideae）16 属 18 种及 1 变型进行了植物花粉形态的光学显微镜和扫描电镜观察。本亚科花粉呈单粒存在，花粉近球形至长球形，极面观常呈三裂圆形，赤道面观椭圆形至圆形。本亚科的花粉在全科中是最大的，极轴为 18.62 ～45.65 μm，赤道轴为 18.36 ～40.8 μm。最大花粉见于 *Crataegus pinnatifida*，为（28.85～45.65）μm ×（25.5～40.8）μm，最小花粉见于 *Pyracantha augustifolia*，为（18.62～24.45）μm ×（18.36～26.01）μm。三孔沟，内孔为长方形。沟较长，两端较窄。外壁在光学显微镜下常模糊，扫描电镜下见有穴状、皱波－穴状、条纹－穴状、条纹状等纹饰变化。Maloideae 的外壁纹饰同 Rosaceae 其余 3 个亚科相比显得较为原始且分化程度不高。孢粉学特征表明，花粉的外壁纹饰对 Maloideae 在 Rosaceae 4 个亚科中的系统排序以及 Maloideae 亚科下的分族和演化等问题的研究方面可能具有较大意义。

关键词：蔷薇科；苹果亚科；花粉形态；系统讨论
中图分类号：Q 944.57　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(2000)01－0047－09

Pollen Morphology of Maloideae of China (Rosaceae)

ZHOU Li－Hua，WEI Zhong－Xin，WU Zheng－Yi
(*Kunming Institute of Botany*，*The Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204)

Abstract：In this paper，the authors report the systematic study of pollen grains of Maloideae (Rosaceae)，including *Dichotomanthes*，*Cotoneaster*，*Pyracantha*，*Crataegus*，*Osteomeles*，*Stranvaesia*，*Photinia*，*Eriobotrya*，*Rhaphiolepis*，*Sorbus*，*Cydonia*，*Docynia*，*Chaenomeles*，*Pyrus*，*Malus and Amelanchier* in China. The above genera have tricolporate pollen grains. The shape of grains is subspheroidal to prolate. The pollen grains of Maloideae have the biggest size in four subfamilies of Rosaceae. Its size varies within (18.62～45.65) μm × (18.36～40.8) μm. The biggest one was seen in *Crataegus pinnatifida* with the size of (28.85～45.65) μm × (25.5～40.8) μm while the smallest one was observed in *Pyracantha augustifolia* with the size of (18.62～24.45) μm × (18.36～26.01) μm. Amb 3－lobed circular. The colpi usually long but narrowed in two ends，the ora shaped as rectangle. Sculptural types of the subfamily Maloideae were observed as the categories of foveolate ，striate－foveolate and striate，of which the level of differentiation is relatively low compared with other three subfamilies in Rosaceae. The patterns of pollen sculpture may have significances in the systematic arrangement of four subfamilies in Rosaceae and in solving the problems

* 基金项目：中国科学院生物科学与技术研究特别支持费；中国科学院区系分类特别支持费；云南省自然科学基金（主任基金）；中国科学院资环局 KZ951－Al－104－03－03 项目资助
收稿日期：1998－09－29，1998－10－29 接受发表

such as evolution and classification of difficult complex species in Rosaceae.

Key words: Rosaceae; Maloideae; Pollen morphology; Systematic discussion

苹果亚科(Maloideae)是蔷薇科(Rosaceae)中以果实特化为梨果(Pome)为重要标志的植物类群。其中 *Pyrus*,*Malus*,*Eriobotrya*,*Chaenomeles*,*Docynia*,*Crataegus* 许多种是重要的水果及药材;而 *Dichotomanthes*,*Cotoneaster*,*Photinea*,*Pyracantha*,*Sorbus* 等是优良的观赏植物,尚有许多种类有待进一步开发利用(俞德浚等,1974)。总的来说,本亚科是一群具有重大经济价值的植物类群。同时,作为 Rosaceae 系统演化中一个大的组成部分,Maloideae 在 Rosaceae 的系统排序中各家观点不一。一种观点(Gladkova,1972;俞德浚等,1974)将 Maloideae 放在 Rosaceae 诸亚科中的第二位,紧接着 Spiraeoideae,位于 Rosoideae 和 Prunoideae 之前;Schulz-Menz(1964)将其排在第三,即在 Spiraeoideae 和 Rosoideae 之后,但依旧排在 Prunoideae 之前;还有一种观点将 Maloideae 排在 Rosaceae 4 个亚科的最末(Hutchinson,1964;Thorne,1992;Takhtajan,1997)。此外,对于 Maloideae 亚科下分族的问题各家意见也不一致,尤其是 *Cotoneaster*,*Sorbus* 等属的一些无融合生殖(Apomixis)类群,其种间界限难以确定。鉴于实验分类学研究手段有助于上述问题的解决,作者对 Maloideae 亚科下 16 属 18 种植物进行了孢粉学研究,以期为 Rosaceae 的系统演化研究提供参考资料。

1 材料和方法

本研究所使用的材料部分采自中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)馆藏腊叶标本,部分由作者直接采自野外,凭证标本现存 KUN。详细资料见表 1。

花粉制备采用 G. Erdtman 醋酸酐分解法。花粉经酸解处理后,首先制作花粉装片,在光学显微镜下观察花粉形状,萌发孔及外壁纹饰,测量花粉极轴和赤道轴的长度,取 15 粒花粉平均值,以最小值至最大值表示变异幅度。花粉形态描述按照王伏雄等(1991)的术语进行。扫描电镜样品制备方式为:经分解的花粉以蒸馏水洗涤两次,用 30% 至 100% 酒精逐级脱水,然后将酒精花粉混合液滴于样品台上,喷金后于 KYKY Amray-1000B 型电镜下观察照相,照相时使用的加速电压为 30kV。

2 观察结果

本亚科花粉呈单粒状存在,尽管额尔特曼(1996)曾报道在 *Sorbus* 存在松散的四合花粉,但我们未观察到此类结构。花粉近球形至长球形,极面观常呈三裂圆形。本亚科的花粉在全科中是最大的,极轴为 18.62～45.65 μm,赤道轴为 18.36～40.8 μm。最大花粉见于 *Crataegus pinnatifida*,为(28.85～45.65)μm ×(25.5～40.8)μm,最小花粉见于 *Pyracantha augustifolia*,为(18.62～24.45)μm ×(18.36～26.01)μm。三孔沟,内孔为长方形,沟较长,两端较窄。外壁在光学显微镜下常光滑,扫描电镜下见有穴状、皱波-穴状、条纹-穴状、条纹状等纹饰变化。主要形态特征见表 2 和图版Ⅰ～Ⅲ。

表 1 孢粉学研究材料及凭证标本

Table 1 List of materials and voucher specimens for palynological study

Taxon	Voucher speciemen	Location
Dichotomanthes tristaniaecarpa f. *glabra*	Zhou Li－Hua 160	Simao，Yunnan 1500 m
Dichotomanthes tristaniaecarpa	Zhou Li－Hua 139	Kunming，Yunnan 1900 m
Cotoneaster salicifolius	Yang Guang－hui 55582	Ershan，Sichuan
Cotoneaster dielsianus	Zhou Li－Hua 209	Lijiang，Yunnan
Cotoneaster franchettii	Zhou Li－Hua 206	Yongpin，Yunnan
Pyracantha augustifolia	Feng 4520	Weixi，Yunnan
Crataegus pinnatifida	Zhou Li－Hua E2	Beijing，China
Osteomeles schwerinae	Yuxi Team 4407	Chengjiang，Yunnan
Stranvaesia davidiana var. *undulata*	Cai Xi－tao 52149	Yunnan
Photinia glomerata	Zhou Li－Hua E3	Kunming，Yunnan
Eriobotrya bengalensis f. *augustifolia*	Coalition Univ. 1689	Kunming，Yunnan
Rhaphiolepis salicifolia	Zhong Bu－qiu 772	Yixin，Hunan
Sorbus prattii	Feng 5251	Deqin，Yunnan
Cydonia oblonga	Qiu Bing－yun 54012	Kunming，Yunnan
Docynia delavayi	Yunn. Univ. Forest. Dept. 1080	Nanpan River，Yunnan
Chaenomeles speciosa	Zhou Li－Hua E4	Kunming，Yunnan
Pyrus pashia	Ying Wen－qing 64	Yimen，Yunnan
Malus rockii	Feng 933	Zhongdian，Yunnan
Amelanchier sinica	Bot. Dept. 283	Huashan，Shaanxi

表 2 蔷薇科植物的花粉形态

Table 2 Pollen morphology of Maloideae species

分类群 Taxa	极轴 Polar Axis (P) (μm)	赤道轴 Equatorial axis (E) (μm)	极轴/赤道轴 P/E	花粉形状 Pollen Shape	极面观 Amb	萌发孔(沟) Aperture	外壁纹饰 Exine Sculpture	图版 Plate and Figure Number
Dichotomanthes tristaniaecarpa f. *glabra*	26.29 21.93～30.35	24.43 18.11～29.33	1.08	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹－穴状，条纹细 striate－foveolate, striate fine	Ⅰ：1～2
Dichotomanthes tristaniaecarpa	27.62 26.01～30.6	23.64 22.19～24.74	1.16	长球形 prolate	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹－穴状，条纹细 striate－foveolate, striate fine	Ⅰ：3～4
Cotoneaster salicifolius	28.46 25.5～36.62	26.88 21.42～28.31	1.06	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹－穴状，条纹细 striate－foveolate, striate fine	Ⅰ：5～6
C. diesianus	32.33 28.82～37.41	30.37 26.01～33.15	1.06	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	穴状 foveolate	Ⅰ：7～8
C. franchettii	31.82 27.57～38.25	30.83 28.05～35.7	1.03	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	穴状 foveolate	Ⅰ：9～11
Pyracantha augustifolia	22.19 18.62～24.45	20.45 18.36～26.01	1.09	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	穴状，穴密 foveolate, foveolate crowded	Ⅰ：12，Ⅱ：13

续表 2

分类群 Taxa	极轴 Polar Axis (P)(μm)	赤道轴 Equatorial axis (E)(μm)	极轴/赤道轴 P/E	花粉形状 Pollen Shape	极面观 Amb	萌发孔(沟) Aperture	外壁纹饰 Exine Sculpture	图版 Plate and Figure Number
Crataegus pinnatifida	38.76 28.05～45.65	34.48 25.5～40.8	1.12	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	皱波－穴状 rugulate－foveolate	II:14～15
Osteomeles schwerinae	32.00 25.5～39.53	25.55 22.69～28.82	1.25	长球形 prolate	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹－穴状，条纹细 striate－foveolate, striate fine	II:16～17
Stranvaesia davidiana	27.13 24.23～30.60	25.16 22.95～29.33	1.09	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	穴状，穴稀疏 foveolate, foveolate rare	II:18
Photinia glomerata	32.33 25.5～43.35	27.62 21.68～30.6	1.17	长球形 prolate	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	穴状，穴密 foveolate, foveolate crowded	II:19～20
Eriobotrya bengalensis	28.46 22.95～30.6	21.93 20.40～25.50	1.30	长球形 prolate	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹状 striate	II:21～22
Rhaphiolepis salicifolia	30.83 27.54～33.15	27.82 25.50～31.88	1.11	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹－穴状 striate－foveolate	II:23～24
Sorbus prattii	29.66 28.05～32.39	29.75 24.99～30.09	1.11	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹－穴状 striate－foveolate	III:25～26
Cydonia oblonga	33.28 29.33～40.29	29.48 25.5～32.90	1.13	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹状 striate	III:27～28
Docynia delavayi	28.46 24.23～33.15	29.15 22.70～30.29	0.98	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹状，条纹细而平行 striate, striate fine and parallel each other	III:29～30
Chaenomeles speciosa	37.15 32.13～40.8	31.77 30.60～33.66	1.17	长球形 prolate	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹状，条纹多弯曲 striate, striate curved	III:31～32
Pyrus pashia	24.45 22.95～28.05	23.03 21.68～24.48	1.06	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹状，条纹稍平行 striate, striate parallel	III:33～34
Malus rockii	30.78 28.05～36.95	29.48 25.5～35.7	1.04	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹状，条纹细 striate, striate fine	III:35
Amelanchier sinica	22.80 18.62～22.95	18.49 15.81～22.95	1.23	长球形 prolate	三裂圆形 3－lobed circular	三孔沟 3－colporate	条纹－穴状 striate－foveolate	III:36

3 讨论

本亚科共 20 属，国产 16 属（俞德浚等，1974，1984）。我们对国产 16 属 18 种及 1 变种的植物花粉形态进行了观察。本亚科花粉的外壁在扫描电镜下见有穴状、皱波－穴状、

条纹－穴状、条纹状等纹饰变化。我们曾报道 Spiraeoideae 的花粉外壁具穴状、皱波－穴状、条纹－穴状、条网状和条纹状等数种纹饰，并认为穴状是最原始的外壁纹饰（周丽华等，1999b）；Rosoideae 具有穴状、穴状加皱波状、穴状加条纹状、条网状、条纹状和刺状纹饰，其中既含原始又具高度特化的外壁纹饰类型（周丽华等，1999c）；而 Prunoideae 的外壁纹饰为单一且较进化的条纹状（周丽华等，1999a）。如将本亚科的花粉外壁纹饰同其余 3 个亚科相比，可见其较为原始且分化程度低。因此，花粉形态特征支持将 Maloideae 在 Rosaceae 4 个亚科中的系统排序置前，至少认为它的系统排序应在 Prunoideae 之前，而不支持将其排在全科 4 个亚科之末。

Dichotomanthes，*Cotoneaster* 和我们所观察的国产苹果亚科 *Pyracantha*，*Crataegus*，*Osteomeles*，*Photinia*，*Eriobotrya*，*Rhaphiolepis*，*Sorbus*，*Amelanchier* 等属的花粉外壁均为穴状或穴状－条纹状，而 *Cydonia*，*Docynia*，*Chaenomeles*，*Pyrus*，*Malus* 的外壁为纯粹的条纹状。于是，由外壁纹饰的差异，国产苹果亚科各属被分为两大群。从中可见，心皮分离或部分分离、成熟时坚硬为骨质与具复聚伞花序的类群，其花粉的外壁纹饰为穴状或条纹－穴状；而心皮全部愈合且心皮在成熟时变为纸质，具简化花序的类群总体来看外壁均为条纹状或由条纹－穴状向条纹状过渡。从 Rosaceae 花粉外壁的演化看，穴状纹饰应比条纹状原始，因此，外壁纹饰在苹果亚科的分族和演化方面可能有较大意义，值得进一步增加花粉资料并结合其他学科的资料进行深入研究。

Dichotomanthes tristaniaecarpa Kurz 的花粉形态曾有过两个报道，王伏雄等（1991）报道其花粉具 3～4 沟、外壁纹饰为“花粉表面具模糊的条纹状至网状雕纹”。Ying 等（1993）报道其花粉为三孔沟，表面具穴状纹饰。这两个报道不大一致，那该属究竟为那种纹饰呢？由于牛筋条属存在系统位置的争议，这一特征对其系统位置的判断至关重要。为此我们研究了此属下目前所有的两个分类单位，原种 *D. tristaniaecarpa* 和光叶变型 *D. tristaniaecarpa* f. *glabra* 的扫描电镜花粉形态，二者的形态比较一致，为近球形或长球形花粉，三孔沟（未观察有到四沟的变化），外壁为细条纹－穴状雕纹。

Cotoneaster 在 *Maloideae* 中是个大属，其心皮分离且和子房仅部分融合，在 Maloideae 中处于比较原始的地位，本属大部分种的花粉均为三孔沟，外壁纹饰比较一致，通常为穴状或在穴状的基础上有不同程度的变化，且穴的大小，疏密在不同种间也有一定程度的变化。外壁纹饰表明本属在苹果亚科中为较为原始的类群。花粉形态在本属近缘种的分类上有价值，详细资料有待进一步深入研究。

Hebda 等（1988）曾报道产于北美的山楂属两种植物 *Crataegus rotundifolia* 和 *C. succukienta* 的扫描电镜花粉形态，从外壁纹饰来看，同国产种不同，除沟的边缘在条纹间杂有少量小穴外，其外壁主要表现为条纹状。由外壁纹饰来看，国产种的纹饰为穴状表现得比较原始。由此可见，进一步对东亚北美分布的 *Crataegus* 等属进行孢粉学、细胞学等方面的研究，对明确 Maloideae 的东亚起源论点（Sax，1934）很有价值。

Dickson 等（1992）曾研究蔷薇科内核 DNA 含量的变化，指出在 Rosaceae 的二倍体植物中，Spiraeoideae 和 Rosoideae 的 DNA 含量最小，而 Maloideae 的含量最大。而我们在研究 Rosaceae 的花粉形态时也察觉 Maloideae 在 Rosaceae 中具有最大的花粉，而 Spiraeoideae 花粉在全科中最小（周丽华等，1999b）。同时我们在细胞学研究中观察到，Spiraeoideae

的细胞和细胞核均比较小，而 Maloideae 的相对较大；它们的染色体基数也与此有关联，Spiraeoideae 的染色体基数为 9，Maloideae 为 17。孢粉学资料似乎表明，核 DNA 含量变化同花粉的体积变化可能存在一定的关系，但具体的规律性有待进一步研究。

致谢 本研究承蒙中国科学院昆明植物研究所标本馆支持部分孢粉学实验材料，樊熙楷高级工程师协助进行扫描电镜观察和照相。

Explanation of Plates

Plate I. 1～2. *Dichotomanthes tristaniaecarpa* f. *glabra*. 3～4. *Dichotomanthes tristaniaecarpa*. 5～6. *Cotoneaster salicifolius*. 7～8. *C. dielsianus*. 9～11. *C. franchettii*. 12. *Pyracantha augustifolia*.

Plate II. 13. *Pyracantha augustifolia*. 14～15. *Crataegus pinnatifida*. 16～17. *Osteomeles schwerinae*. 18. *Stranvaesia davidiana*. 19～20. *Photinea glomerata*. 21～22. *Eriobotrya bengalensis*. 23～24. *Rhaphiolepis salicifolius*.

Plate III 25～26. *Sorbus prattii*. 27～28. *Cydonia oblonga*. 29～30. *Docynia delavayi*. 31～32. *Chaenomeles speciosa*. 33～34. *Pyrus pashia*. 35. *Malus rockii*. 36. *Amelanchier sinica*.

参 考 文 献

王伏雄，钱南芬，张玉龙等，1991. 中国植物花粉形态〔M〕. 北京：科学出版社

周丽华，韦仲新，吴征镒，1999a. 国产蔷薇科李亚科的花粉形态〔J〕. 云南植物研究，**21**（2）：207～211

周丽华，韦仲新，吴征镒，1999b. 国产蔷薇科绣线菊亚科的花粉形态〔J〕. 云南植物研究，**21**（3）：303～308

周丽华，韦仲新，吴征镒，1999c 国产蔷薇科蔷薇亚科的花粉形态〔J〕. 云南植物研究，**21**（4）：455～460

俞德浚，陆玲娣，谷粹芝等，1974. 中国植物志第三十六卷〔M〕. 北京：科学出版社

俞德浚，1984. 蔷薇科植物的起源和进化〔J〕. 植物分类学报，**22**（6）：431～444

额尔特曼著（王伏雄，钱南芬译），1962. 花粉形态与植物分类〔M〕. 北京：科学出版社

Dickson E E，Arumuganathan K，Kresovich S *et al*，1992. Nuclear DNA content variation within the Rosaceae〔J〕. *Amer J Bot*，**79**（9）：1081～1086

Gladkova，V N，1972. On the origin of the subfamily Maloideae〔J〕. *Bot Zhurn*，**57**：42～49

Hebda R J，Chinnappa，C C，Smith，B M，1988. Pollen morphology of the Rosaceae of Western Canada〔J〕. *Grana*，**27**：95～113

Hutchinson J，1964. The Genera of Flowering Plants，1〔M〕. Oxford：Clarendon Press

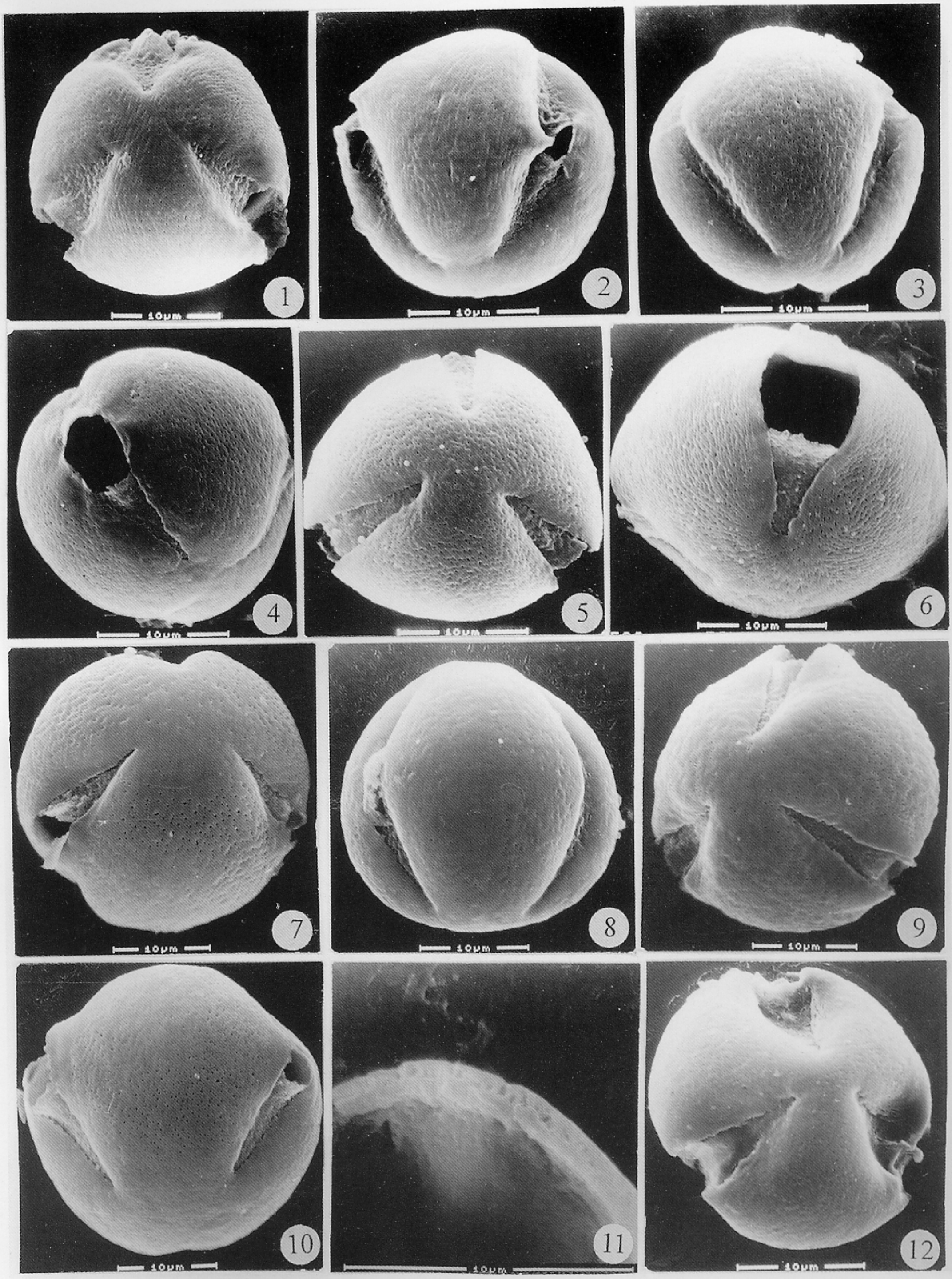
Sax K，1932. Chromosome relationships in the Pomoideae〔J〕. *Journ Arnold Arbor*，**13**：363～367

Schulze－Menz G K，1964. Rosaceae〔M〕. In：Engler ed. Syllabus der Pflanzenfamilien II. Band.13th ed. by Melchior H. Berlin－Nikolassee 209～218

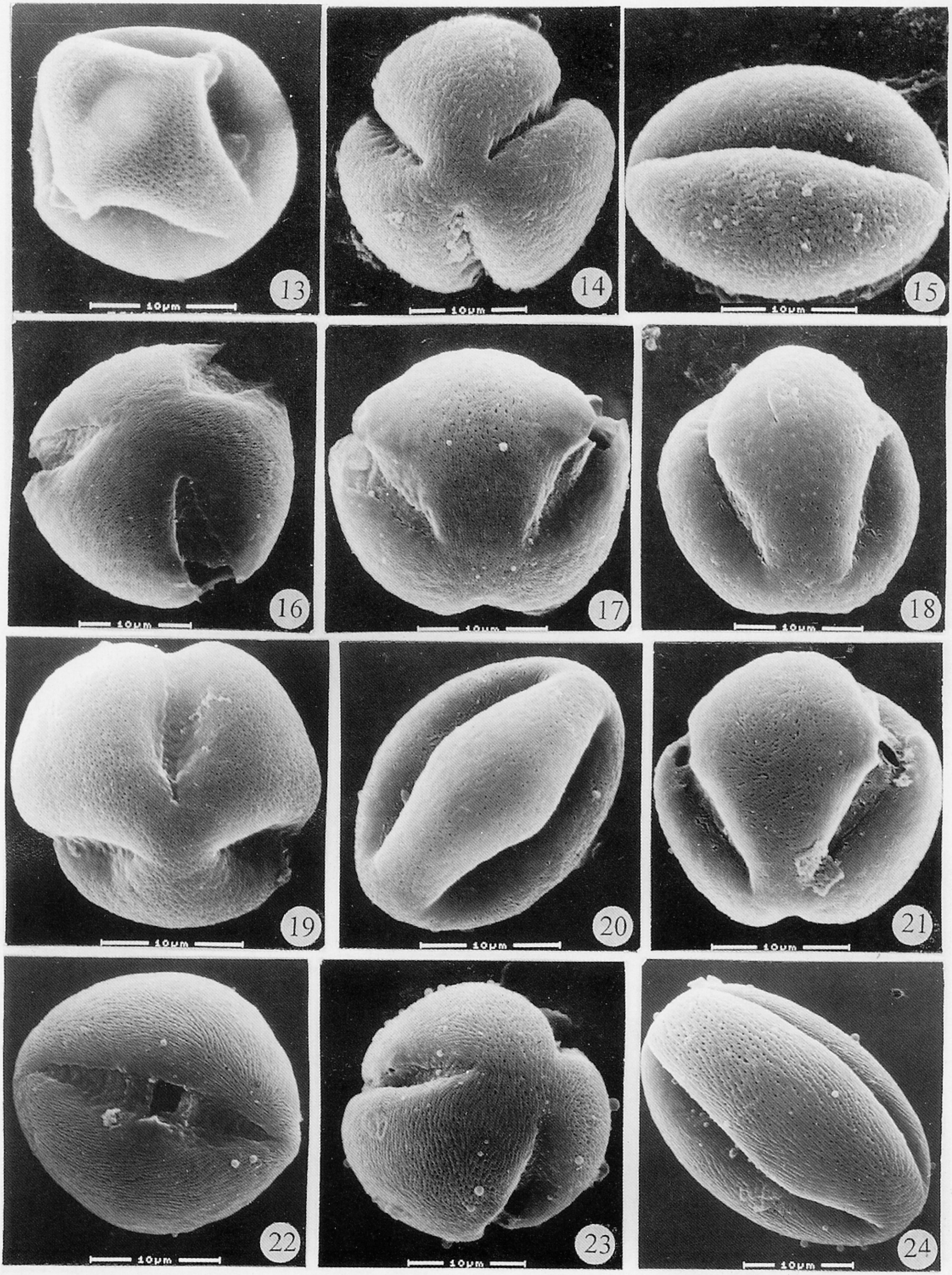
Takhtajan，A L，1997. Dictionary of generic names of Seed Plants〔M〕. Columbia Univ. Press

Thorne R F，1992. Classification and geography of the flowering plants〔J〕. *Bot Rev*，**58**：275

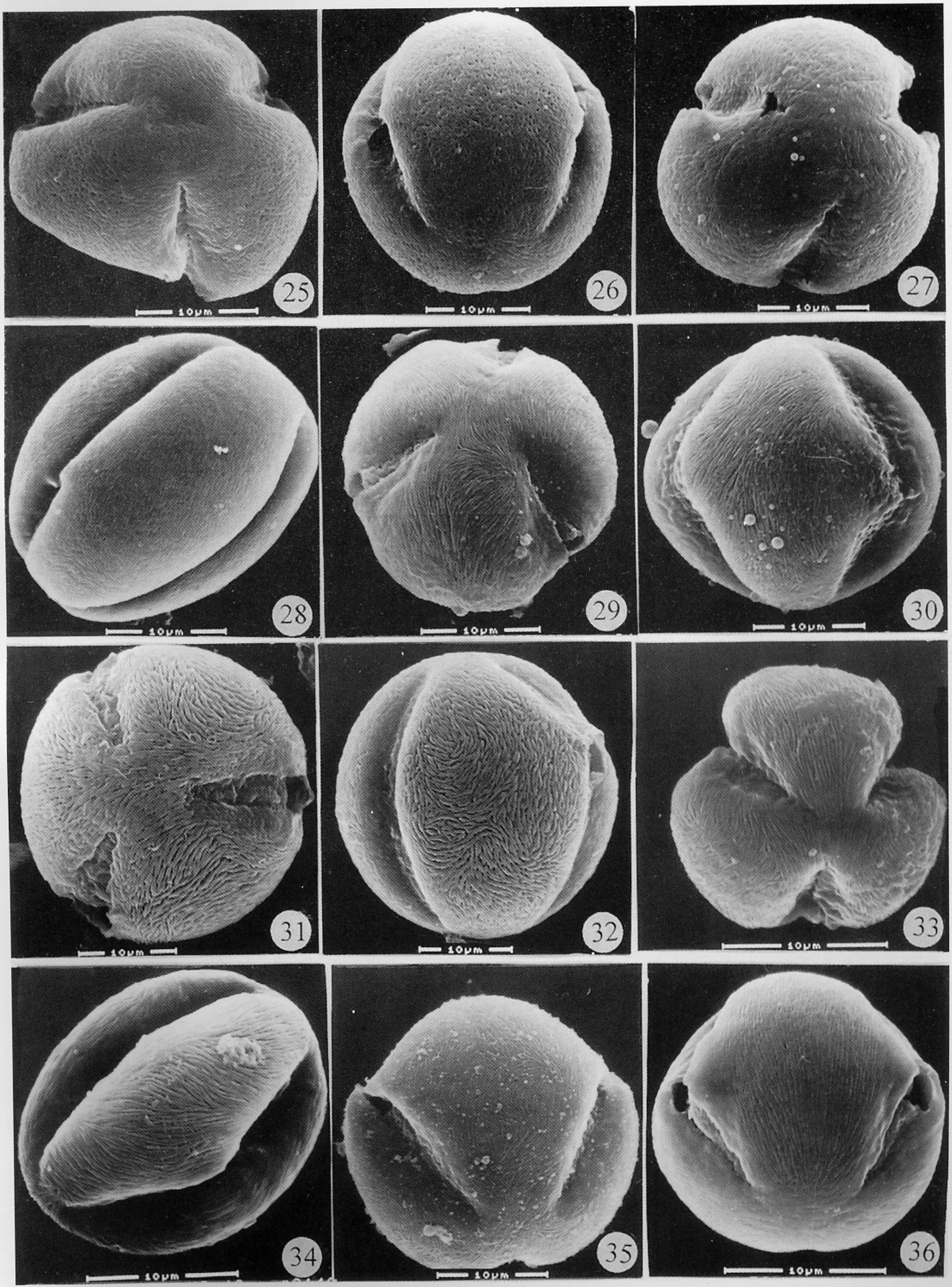
Ying Tsun－shen，Zhang Yu－long and Bouvard D E，1993. The Endemic Genera of Seed Plants of China〔M〕. Beijing：Science Press



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text